Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3—4	S. 245—257	Bonn, Dezember 1999

Inventaire taxonomique et taphonomique d'un assemblage de pelotes d'un site de nidification de *Tyto alba* de Mauritanie

Cécile Bruderer & Christiane Denys

Abstract. A taxonomic and taphonomic inventory of an abundant and well preserved small vertebrate assemblage by *Tyto alba* from Mauritania, taken from a nesting area has been conducted here. This work increases the database of owl pellet assemblages from West Africa in the Sahelian zone. The results confirm previous studies concerning a higher percentage of fragmentation and digestion of skeletal elements due to the presence of nestlings compared to other adult assemblages of *Tyto alba*.

Key words. Taphonomy, micromammals, *Tyto alba*, regurgitation pellets, West Africa.

Introduction

Les rapaces sont des prédateurs qui forment des pelotes de "réjection" ou "régurgitation". Ces pelotes comprennent toutes les parties indigestes des proies (poils, os, carapaces...) qui ont été compactées dans le gésier avant d'être recrachées. Par leur contenu en éléments squelettiques identifiables, ces pelotes présentent des intérêts multiples. Tout d'abord, elles peuvent utilement compléter l'inventaire des faunes d'une région car les rapaces se nourrissent parfois préférentiellement d'espèces mal ou pas représentées dans les piègeages de type classique. Ensuite, elles renseignent sur les habitudes de chasses des prédateurs. Enfin, l'etude des pelotes est depuis récemment utilisée dans un domaine particulier associant l'écologie et la paléontologie: la taphonomie. Cette discipline, auparavant restreinte à l'étude des sites fossilifères, voit son champ d'étude s'élargir à la systématique et à la biogéographie des petits mammifères actuels. Il semble en effet qu'une meilleure interprétation du paléoenvironnement passe par une comparaison du régime alimentaire et des habitudes de chase des prédateurs qui sont à l'origine des accumulations de microvertébrés. C'est la reconnaissance dans un site fossilifère, ou dans une concentration actuelle (pelotes de réjection) du prédateur responsable de l'accumulation qui permet de reconnaître les biais de la composition faunique dus aux habitudes de chasse de ce dernier (opportuniste ou sélectif), et de préciser de ce fait les interprétations paléoécologiques.

Or très peu de travaux sont consacrés à l'étude des pelotes de rapaces du point de vue taphonomique. Beaucoup d'inventaires ont été réalisés dans les années 60—70 afin de mieux connaître le régime alimentaire des rapaces mais très peu se sont attachés d'une part à l'etude systématique détaillée (niveau spécifique) du contenu des pelotes et d'autre part à la représentation en éléments squelettiques et aux modifications induites par la digestion. Il a fallu attendre les travaux de Raczinsky & Ruprecht (1974), Dodson & Wexlar (1979), Denys (1985, 1986) pour que l'on commence à rechercher des critères qualitatifs et quantitatifs pour déterminer l'origine d'une accumulation de microvertébrés fossile et plus particulièrement dans

le but de déterminer le prédateur responsable de la concentration initiale. Andrews (1990) a développé pour cela une méthode d'étude taphonomique et montré l'importance de la prédation dans le cas des concentrations de petits mammifères.

Les rapaces nocturnes strigiformes sont spécialisés dans la prédation nocturne et crépusculaire. L'ordre regroupe 186 espèces. Les travaux de taphonomie portant sur les assemblages actuels sont essentiellement faits sur des rapaces européens et sur quelques uns des rapaces africains. Au total, à ce jour, 29 assemblages de pelotes de rapaces nocturnes et diurnes actuels ont été étudiés suivant la méthode d'Andrews. Pour avoir une valeur statistique, il est nécessaire d'élargir la base de données concernant ces faunes actuelles. De plus, en ce qui concerne la chouette effraie (*Tyto alba*) qui est pourtant la plus commune (et la plus cosmopolite) des strigiformes on ne connaît que 8 cas d'étude reportés dans Denys (1985) et Andrews (1990), ce qui reste très peu. Concernant l'Afrique, seuls deux assemblages ont fait l'objet d'un travail taphonomique portant sur la représentation des éléments osseux, ce qui ne permet pas évidemment d'avoir un référentiel pour les faunes de savanes africaines. Il existe pourtant des gisements à micromammifères fossiles dont certains pourraient bien avoir été accumulés par *T. alba* (par exemple le niveau FLKNN2 Olduvai Bed I, Fernandez-Jalvo et al. 1998) et qu'il serait utile de comparer avec les assemblages actuels de savanes.

Le matériel abondant de Mauritanie étudié dans ce travail, par l'identification formelle du prédateur et l'existence probable de jeunes sur le lieu de l'accumulation, représentait un jeu de données supplémentaires non négligeable. L'étude taphonomique d'un lot de 30 pelotes du littoral mauritanien a donc été entreprise suivant la méthode d'Andrews (1990). L'étude de la représentation faunique et squelettique, de la fragmentation et de la digestion des surfaces osseuses et dentaires a été faite. Les résultats de cette étude sont discutés par comparaison aux travaux déjà réalisés pour l'effraie en Afrique ainsi que pour des sites de nidification de *T. alba* en Europe.

Matériel et Méthodes

L'étude taphonomique a été réalisée sur un lot de 30 pelotes afin d'avoir un nombre suffisant d'individus pour permettre une étude quantitative valable (Denys et al. 1995). Les pelotes ont été récoltées par L. Granjon dans le cadre d'un projet Biodiversité du Littoral Mauritanien (BLM) mis en oeuvre sous la responsabilité du Dr Vétérinaire F. Colas (CIRAD/ENVT) et grâce à un financement de la CEE (1994—1995). Elles proviennent de Chott Boul, sur la côte Atlantique Sud de la Mauritanie (région sahélienne). Elles ont été récoltées le 9 mars 1995 au fond du puits du poste militaire du site. D'après les militaires qui ont observé le site, elles avaient été accumulées lors de la nidification précédente d'un couple de *T. alba* qui s'était soldée par l'élevage d'un nombre important de jeunes (entre 6 et 8). Aucune chouette ne semblait plus fréquenter le site au moment de la récolte. La période de nidification s'étalant de septembre à avril (Wilson et al. 1988), on peut penser que la ponte ait eu lieu en fin d'année précédente ou en début 1995. Ceci correspond à la fin de la saison des pluies jusqu'au milieu de la saison sèche. Les déterminations taxonomiques des restes crâniens conservés dans les pelotes ont été facilitées par l'existence de matériel bien conservé et par une analyse morphologique et biométrique (Bruderer 1996).

Le matériel de comparaison provient de données issues de la littérature et de travaux non publiés. Ainsi, en ce qui concerne les assemblages africains, le lot de pelotes de Chott Boul a été comparé avec celui de Makapansgat et Boomplaas (Afrique du Sud), touvées dans un habitat de broussailles sèches (Andrews 1990). Un lot de pelotes de la région de Maun (Okavangos, Botswana, Denys 1985), un lot de pelotes d'effraie récoltées dans le parc Naukluft

en Namibie par M. Lemmel (non publié) ont été également utilisés dans ce travail. Deux sites anglais de nidification ont également été utilisées pour comparaison, il s'agit de Salthouse (Norfolk, G. B.) et de Wookey Hole (Somerset, G. B.). Le premier situé dans des zones marécageuses et de prairies, le deuxième dans une forêt décidue. Les autres sites proviennent également d'Angleterre (Stratton, Barton tuf) et d'Israël. Ils ont été regroupés ensemble, les assemblages montrant un nombre trop faible d'ossements et d'individus n'ont pas été pris en compte.

Les pelotes ont d'abord été légèrement humidifiées afin de pouvoir les décortiquer plus facilement à l'aide des pinces en s'aidant d'une loupe pour les éléments les plus fins. Une fois dépouillées en conditionnant le contenu de chaque pelote dans une même boîte, le comptage des éléments osseux a été entrepris. Le nombre minimal d'individus est calculé à partir de la fréquence la plus haute d'un des éléments osseux sur la totalité du lot. La méthode d'Andrews (1990) est suivie dans ce travail et prend en compte la recherche des critères qualitatifs et quantitatifs tels que le calcul du pourcentage de représentation des éléments osseux de Dodson & Wexlar (1979), le pourcentage de fragmentation des os longs. Les types de cassures crâniennes ont été repris de la nomenclature définie par Denys (1985). La surface des incisives en particulier a été observée à l'aide d'une loupe et d'un microscope électronique à balayage (MEB de marque JEOL) afin d'étudier les traces laissées par la digestion; la surface des molaires ne révélant quant à elle pas de modification. La terminologie définie par Andrews (1990) et surtout par Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) a été reprise.

Résultats

Composition des pelotes

La liste faunique renseigne sur le régime alimentaire de *T. alba* dans la région de Chott Boul et sur les habitudes de chasse de l'oiseau. Sa préférence pour les rongeurs et plus particulièrement pour les Gerbillidés est nette ainsi que le faible pourcentage d'autres proies (Tab. 1). On met en évidence la dominance de l'espèce *Gerbillus nanus*, de petite taille, et de l'espèce *Mastomys huberti*. Les pelotes de Mauritanie renferment en moyenne 2,57 individus chacune et ont livré au total 61 individus (NMI estimé d'après l'os maxillaire qui était le plus abondant). Ce nombre est différent si l'on additionne chaque NMI trouvé par pelote (soit 76 individus). C'est un biais important et l'on se trouve confronté au problème où le premier cas est une sous-estimation et le second une surestimation du nombre minimal d'individus. La proportion importante (environ 20 %) des os longs retrouvés dans une pelote sans être associés à un crâne (ou une mâchoire) montre que la chouette éjecte plus d'une pelote par repas et donc que les éléments squelettiques d'un même individu peuvent se retrouver dans deux pelotes à la fois. Ceci résulte peut-être de la présence de jeunes sur le nid ne pouvant pas ingérer et rejeter des proies de trop grande taille. Pour être homogène avec la méthode d'Andrews destinée à être appliquée aux gisements fossilifères où les pelotes ne sont plus reconnaissables, il a donc été choisi un NMI de 61 individus.

Le pourcentage de représentation moyen (PR) est obtenu en faisant la moyenne des différents pourcentages calculés par élément osseux selon la formule de Dodson & Wexlar (1979). Le pourcentage de représentation observé (PRO) pour chaque os est calculé selon la formule suivante: PRO = FO/ FT x NMI. La fréquence observée (FO) correspond au nombre d'os trouvés dans l'assemblage, la fréquence théorique correspond à un individu souris comprenant respectivement 2 humérus, radius, ulnas, fémurs, tibias, fibulas, astragales, calcaneums, scapulas, pelvis, mandibules, 1 crâne, 54 vertèbres, 20 métapodes, 20 phalanges. Il est ici de 70,6 % (Tab. 2). Le pourcentage calculé pour l'ensemble des os longs est de 89,9 %.

Tableau 1: Composition faunique du lot de pelotes de la chouette effraie de Mauritanie et pourcentage de représentation spécifique.

Espèces	nombre de pelotes ne contenant que l'espèce considérée	nombre total de pelotes contenant cette espèce	nombre total d'individus identifiés dans les 30 pelotes	importance par rapport aux 61 individus identifiés (%)
Gerbillus nanus	7	17	27	44,3
Gerbillus gerbillus	1	4	4	6,6
Gerbillus nigeriae	1	5	6	9,8
Gerbillus riggenbachi	1	1	1	1,6
Taterillus arenarius	0	2	2	3,3
				***Gerbillinae*: 65,6**
Mastomys huberti	7	12	17	27,9
Arvicanthis niloticus	0	1	1	1,6
Nannomys sp.	0	1	1	1,6
				***Murinae*: 31,1**
Jaculus jaculus	1	1	1	1,6
Crocidura lusitania	0	1	1	1,6

L'effraie de Chott Boul montre un assez fort taux de préservation des éléments squelettiques avec une moyenne de 73,4 % d'os intacts, soit une fragmentation de 26,6 % seulement (Tab. 3). Les mandibules, très bien représentées, sont peu fragmentées. Les os longs sont intacts et les éléments les plus complets sont le radius et le tibia. Au contraire, les os les plus fracturés sont le pelvis et la scapula (45,1 % et 28,3 %). En comparaison, les mandibules, les humérus et les tibias sont moins fragmentés à Chott Boul que dans les deux sites de nidification anglais. Par contre, les fémurs sont intermédiaires pour Chott Boul. Dans les perchoirs, à part les mandibules, les grands os longs sont nettement moins fragmentés qu'à Chott Boul et que dans les nids.

Dans l'ensemble, aucun crâne n'est véritablement intact, généralement le site de cassure se situe après la suture frontopariétale (cassure de type C1 Denys 1985), et quand la conservation est presque intégrale il manque un os comme le nasal ou bien les arcades zygomatiques sont cassées (type de cassure CC0 Denys 1985). Enfin, il peut rester une moitié antérieure gauche ou droite isolée (hémi-crânes cassure de type C6 Denys 1985). L'appartenance taxonomique implique des structures anatomiques particulières induisant des taux de fragmentation préférentiels (Tab. 4). Ainsi, les crânes de gerboise (*Jaculus jaculus*) sont quasiment intacts, ce sont des crânes robustes qui résisteraient mieux que les crânes de gerbilles plus fragiles (Denys et al. 1996). Le crâne d'*Arvicanthis niloticus* reste bien conservé par rapport aux crânes de gerbilles. Chez les Gerbillinae, seul *Taterillus arenarius* est peu fragmenté: probablement du fait de sa configuration avec de larges plaques zygomatiques. Chez *G.*

Tableau 2: Fréquences et pourcentages de représentation des éléments squelettiques retrouvés dans les pelotes de la chouette effraie de Mauritanie comparés à ceux d'autres sites africains. PRO: Pourcentage de représentation pour chaque type d'os (d'après la formule de Dodson & Wexlar 1979). FO: fréquence observée. PRmoyen: Pourcentage de représentation osseux moyen par site obtenu en faisant la moyenne des PRO. MAK: Pelotes de Makapansgat (Af. Sud, Andrews 1990); BOOM: Pelotes de Boomplaas (Af. Sud, Andrews 1990); BOTSW: Pelotes du Botswana pour lesquelles les FO n'ont pas été retrouvées (Denys 1985), unp. NAM: Pelotes de Namibie (Didier, non publié).

	Mauritanie		Afrique du Sud				Botswana	Namibie	
Os	FO	PRO	FO	PRO	FO	PRO	PRO	FO	PRO
	CHOTT BOU		MAK		BOOM		BOTSW	unp. NAM	
Crâne	36	59					66,7		
Mandibule	118	96,7	125	97,7	50	50	82,2	86	53,1
Maxillaire	122	100	100	78,1	88	88		132	81,5
Tibia	110	90,2	106	82,8	47	47	96,8	132	81,5
Humérus	110	90,2	103	80,1	48	48	76,3	134	82,7
Fémur	110	90,2	99	77,3	51	51	100	130	80,4
Ulna	111	91	89	70	44	44	70,4	131	80,1
Radius	107	87,7	88	68,8	45	45	64,5	122	75,3
Pelvis	111	91	113	88,3	46	46	99,5	109	67,3
Calcaneum	85	69,7	42	32,8	26	26	7	95	58,7
Astragale	63	51,6	49	38,3	18	18	13,4	60	37
Scapula	99	81,1	106	82,8	35	35	51,6	108	66,7
Phalanges	571	16,7	714	18,6	115	3,8	7,5		
Vertèbres	1850	56,2	1566	48,9	539	21,2	8,9	1665	38,1
Côtes	839	57,3	1045	68	123	10,2	10,8	640	32,9
Métapodes	383	31,4	355	27,7	130	13	13,6	1066	65,8
Sacrum	25	41					11,6	38	46,9
NMI	61		64		50		85	81	
PRmoyen		70,6		64,01		36,4	57,3		63,2

riggenbachi, la préservation est assez bonne également. Par contre elle est plus forte chez les espèces de gerbilles de plus petite taille.

Digestion des incisives et des fémurs

Les résultats de l'étude de la surface des incisives et des fémurs sont présentés dans le tableau 5. Sur les molaires nous n'avons observé aucune trace de digestion

Tableau 3: Pourcentages de fragmentation (PF) des éléments squelettiques retrouvés dans les pelotes de la chouette effraie de Mauritanie et comparaison des taux de préservation entre divers sites, notamment entre les sites de nidification et les autres. Le PF = Fréquence d'os complets/fréquence totale de l'os x100 représente en fait un pourcentage de préservation.

Os complets	Chott Boul	Total	Pf %
Crâne	0	36	0
Mandibule	111	118	94,1
Maxillaire	53	67	89,1
Scapula	28	99	28,3
Humérus	106	110	96,4
Radius	106	107	99,1
Ulna	109	111	98,2
Pelvis	50	111	45,1
Fémur	104	110	94,5
Tibia	109	110	99,1
			moyenne: 73,4
Os intacts %	Nest Salt	Wook Hole	Autres sites
	nid	nid	4 perchoirs
Mandibule	66,3	30,3	14,3
Humérus	77,5	87,4	99
Ulna	85,3	98,8	97
Fémur	95,5	98,8	97
Tibia	88,2	93,3	98

(Fig. 1). Globalement, le pourcentage de digestion portant sur les incisives est de 27,6 %. On observe des craquelures sur l'émail et un aspect ondulé de la dentine typiques d'une digestion légère à modérée (Figs 2, 3). Etant donné que la nomenclature des grades de digestion a été établie pour des rongeurs Arvicolinae et Murinae (Fernandez-Jalvo & Andrews 1992) et que nous avons trouvé des petites différences surtout en ce qui concerne les Gerbillinae, nous avons séparé une catégorie de digestion définie par un degré de digestion différentiel sur l'émail et la dentine. Dans ce cas, l'émail recouvre toute la surface de l'incisive y compris la pointe mais montre localement une surface craquelée, la limite entre émail et dentine est marquée par des petites dépressions et la dentine est aussi affectée avec un aspect ondulé (Figs 2, 3). Cet aspect est légèrement différent de celui du degré de digestion "légère" défini par une ponctuation légère à modérée de l'émail et une dentine parfois ondulée selon Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) (Fig. 4), mais ne représente pas forcément un grade de digestion plus fort. Cet état pourrait simplement exprimer

Fig. 1: Tête de fémur des pelotes d'effraie de Chott Boul présentant des perforations peu étendues caractéristiques d'un stade de digestion légère selon Andrews (1990) (x 70).

une différence de comportement des tissus dentaires de Gerbillinae par rapport aux Arvicolinae lors des attaques par les sucs digestifs. Pour le distinguer nous l'avons appelé: légère-modéré. Cependant, selon Fernandez-Jalvo & Andrews (1992), l'intensité de l'altération de l'émail et de la dentine est plus forte et plus étendue dans le stade modéré qui n'a pas été observé ici.

Aucun signe de digestion forte ou extrême n'a pu être observé. Quant au pourcentage de digestion portant sur les fémurs, il est de 40,4 %. Néanmoins, la digestion reste localisée au niveau des épiphyses et sur les crêtes (Fig. 5), elle est plus rarement visible sur les diaphyses. De plus, on note que l'intensité de la digestion est plus forte sur les incisives supérieures que sur les incisives inférieures. Les dents isolées sont plus fortement digérées que les dents en place, ce qui indique qu'elles ont été déchaussées (suite à une fragmentation probable du crâne) avant d'être digérées.

Discussion

Le pourcentage de représentation moyen des éléments squelettiques dans les pelotes de *T. alba* de Chott Boul est assez élevé comparativement aux données d'Andrews (1990) et Denys (1985 et unpubl.). L'intervalle défini ici pour l'espèce (tous

Tableau 4: Taux de fragmentation crânienne selon l'appartenance taxonomique.

Espèces	Cassure CCO: Crâne conservé presque intégralement	Cassure C1: crâne cassé au niveau de la suture fronto-pariétale	Cassure C6 Hémi-crâne C6	Maxillaire isolé
Gerbillus nanus	0	33,3	7,4	59,3
Gerbillus gerbillus	0	25	0	75
Gerbillus nigeriae	0	66,7	0	33,3
Gerbillus riggenbachi	0	100	0	0
Taterillus arenarius	0	100	0	0
Gerbillinae	**0**	**42,5**	**5**	**52,5**
Mastomys huberti	0	76,5	0	23,5
Arvicanthis niloticus	0	100	0	0
Nannomys sp.	0	0	0	100
Murinae	**0**	**73,7**	**0**	**26,3**
Jaculus jaculus	100	0	0	0
Crocidura lusitania	0	100	0	0

Tableau 5: Pourcentages de digestion des incisives et des fémurs de Chott Boul et comparaison avec des données d'Andrews (1990) pour *Tyto alba*. Les données de Boomplaas, Makapansgat et du Botswana ne sont pas disponibles.

Chott Boul	% total des incisives digérées	% des incisives supérieures digérées	% des incisives inférieures digérées	% des incisives in situ digérées	% des incisives isolées digérées	% Fémurs digérés	% Total
Digestion:							
légère	24,4	74,1	26,0	13,0	87,0		
légère-modérée	3,2	71,4	28,6	57,1	42,9		
total	**27,6**	73,8	26,2	18,0	82,0		**40,4**
Salthouse	**26**					**Salthouse**	**32**
Wookey	**9**					**Wookey**	**20**
autres	**5**					**autres**	**11**
Namibie	**9,3**					**Namibie**	**16,1**

2

3

4

Figs 2—4: Incisive supérieure de Gerbillinae des pelotes d'effraie de Chott Boul montrant une digestion de type légère à modérée avec une attaque uniforme de l'émail en surface et au contact de ce dernier avec la dentine (x 11). Détail de la photo précédente montrant des craquelures longitudinales à la surface de l'émail (x 43). Cette zone, normalement couverte par l'os maxillaire est celle où se forme l'émail et cette zone peut être plus sensible aux attaques acides de la digestion. Exemple d'incisive supérieure des pelotes d'effraie de Chott Boul montrant un stade de digestion légère (selon Fernandez-Jalvo & Andrews 1992) (x 8).

échantillons confondus, N = 5: 36,40—70,62 %) est très large, les valeurs les plus basses étant obtenues pour l'assemblage de Boomplaas. Pour les pelotes de *T. alba* d'Europe et du Moyen-Orient, l'intervalle de variation du pourcentage de représentation est compris entre 30,2 et 71,2 selon Andrews (1990). Les pourcentages de représentation des os longs, supérieurs aux autres, semblent traduire la plus grande résistance des ces derniers à l'attaque des sucs digestifs. Andrews (1990) compare deux sites de nidification avec les autres et ne trouve pas de différence majeure dans la représentation des éléments squelettiques, ce qui semble aussi être le cas ici.

On trouve dans l'assemblage de Chott Boul, une très bonne conservation des éléments osseux crâniens, ce qui facilite la détermination des proies. Le bon état général de préservation des restes osseux dans les pelotes d'effraie explique l'intérêt particulier que portent les mammalogistes vis à vis de ces dernières, puisque l'on retrouve la plupart des micromammifères présents sur le territoire de chasse de l'oiseau. Ceci permet de plus une étude de la conservation différentielle des proies dans les pelotes ainsi qu'une étude systématique au niveau spécifique qui a été entreprise (Bruderer 1996, in prep.). L'appartenance taxonomique, qui implique des structures anatomiques particulières, induit également des taux de fracturation préférentiels. Ainsi, les crânes de gerboise, *J. jaculus*, sont quasiment intacts, ce sont des crânes robustes qui résistent apparemment mieux que les crânes de gerbilles plus fragiles, ce qui a déjà été montré par Denys et al. (1996). De même le crâne de *T. arenarius* résiste bien tout comme c'était le cas pour un autre Gerbillinae très robuste et de grande taille d'Afrique du Nord appartenant au genre *Meriones* (Denys et al. 1996). Aucun crâne cependant n'est pas réellement intact, ce qui avait déjà été signalé par Andrews (1990). Le degré de fragmentation des éléments osseux varie en fonction de la nature et de la structure de ces derniers. Ainsi, le pelvis et la scapula, bien que très représentés, sont fortement cassés, ce qui confirme les conclusions de Denys (1985) expliquant que ces os étant plus plats et de mince épaisseur sont donc plus fragiles aux contraintes mécaniques et chimiques. Les pelotes de Chott Boul, avec un pourcentage de préservation de 73,4 %, sont situées dans l'intervalle défini par Andrews (1990) pour les différentes *T. alba* qu'il a étudiées. Si l'on compare avec les valeurs obtenues par Andrews (1990) concernant les proportions d'os complets dans des assemblages de *T. alba* provenant d'aires de repos par rapport à deux assemblages de nids, on observe que dans ces derniers, y compris Chott Boul, le pourcentage d'os entiers est un peu plus faible.

La valeur du pourcentage d'incisives digérées de l'assemblage de Chott Boul est assez élevée par comparaison avec les valeurs obtenues par Andrews (1990) pour les différents assemblages de *T. alba* qu'il a étudiés (soit 0—5 %). Par contre, si l'on compare avec les valeurs obtenues pour les deux nids étudiés par Andrews (1990), on trouve des valeurs similaires à celles de Chott Boul, avec 26 % pour Salthouse et 9 % pour Wookey Hole. Les résultats obtenus pour la digestion des incisives supérieures et inférieures sont en accord avec ceux de Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) qui attribuent le plus grand degré de digestion des incisives supérieures à une fréquence plus importante de cassures du maxillaire, ce dernier étant moins robuste que la mandibule. De plus, le maxillaire est un os beaucoup plus poreux que la mandibule et moins compact, ce qui permet des attaques plus importantes des sucs digestifs. Dans le cas des gerbilles, l'incisive supérieure montre une strie sur la région

antérieure qui pourrait être à l'origine d'une plus grande fragilité à cause d'une épaisseur plus faible de l'émail dans cette zone. D. C. Kalthoff (comm. pers.) confirme que l'émail est plus fin dans la zone de la strie chez *Gerbillus*.

Toutefois, le pourcentage de digestion tant sur les incisives que sur les fémurs de Chott Boul est élevé par rapport aux autres données de *T. alba* (d'après les catégories fixées par Andrews). Ceci peut s'expliquer de deux manières. D'une part, les grades de digestion des incisives de Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) ont été définis à partir des restes de campagnols Arvicolinae européens qui constituent la majorité des restes retrouvés dans les pelotes de rapaces d' Europe. Or, en Afrique Saharo-Sahélienne, ce rôle dominant est tenu par les Gerbillinae et il y a parfois des problèmes pour attribuer précisément les grades surtout sur les dents, comme en témoigne la nécessité de distinguer une catégorie distincte dans cette étude. En effet, chez les Gerbillinae et certains Muridae, les molaires sont à croissance limitée. La couronne est plutôt basse (brachyodontie) et l'émail invaginé dans l'épaisseur de la couronne forme une couche superficielle continue d'émail interrompue par des îlots de dentine. Les racines constituées de dentine sont longues et fermées très tôt au cours du développement. En revanche chez les Arvicolinae les molaires ont une croissance prolongée ou continue avec des couronnes hautes, des racines courtes à absentes dont la base reste béante pendant toute la vie de l'animal ou se ferme très tardivement. Sur la couronne de ces derniers, l'émail forme une succession de lames transversales qui s'expriment à la surface occlusale sous forme de triangles dont l'émail est plus fin sur les bords et est souvent interrompu sur le sommet. Ces différences de structure morphologique ont été associées à des différences de composition chimique et notamment en Mg (Dauphin & Denys 1994) et pourraient être à l'origine d'une meilleure résistance aux sucs digestifs des molaires in situ et isolées de Gerbillinae et Murinae par rapport aux Arvicolinae modernes. Par contre, les incisives des rongeurs de ces trois familles ont la même structure d'émail de type unisérié (Korvenkontio 1934), les différences d'épaisseur de l'émail ne sont pas connues d'autant que la géométrie des molaires et les affleurements d'émail changent avec l'usure dentaire. Cela pourrait permettre d'expliquer l'absence de digestion visible sur les molaires de Chott Boul. Des structures morphologiques différentes peuvent-être à l'origine d'une meilleure résistance de ces derniers à l'attaque des sucs digestifs. Il faut ici noter qu'à priori, les fémurs ont la même structure chez les Gerbillinae que chez les Murinae, or ils sont eux aussi plus fortement digérés à Chott Boul. La différence entre *T. alba* de Chott Boul et les valeurs données par Andrews pour la digestion peut aussi s'expliquer par la présence de jeunes sur le lieu de l'accumulation qui était un site de nidification. Il a été montré par Raczinsky & Ruprecht (1974) qu'il existait une différence de 13 % entre les degrés de préservation des proies des juvéniles et des adultes de *Strix aluco*. Les immatures digèrent plus fortement leurs proies que les adultes (51 % pour les jeunes contre 37 % les adultes). Ces auteurs suggèrent que les jeunes oiseaux feraient une plus grande utilisation de la nourriture, en particulier de ses composants minéraux (sels de calcium et de phosphore) en raison de leur développement intensif durant toute la période où ils demeurent dans le nid. Andrews (1990, p. 33) a d'ailleurs comparé les degrés de digestion des dents entre un échantillon de pelotes d'un nid et de pelotes produites par des adultes à proximité pour deux assemblages de *T. alba* européens. Les niveaux

de digestion des deux échantillons sont semblables mais les pourcentages de dents affectés sont différents. En ce qui concerne le pourcentage de digestion des fémurs, la valeur de Chott Boul est très élevée (40,4 %) mais proche de Salthouse (32 %) et Wookey (20 %) contre 11 % dans les sites de perchoirs de *T. alba*.

Au niveau méthodologique, les différences de morphologie entre les dents de Gerbillinae et d'Arvicolinae semblent expliquer les différences d'aspect des dents digérées par rapport au référentiel d'Andrews (1990) et de Fernandez-Jalvo & Andrews (1992). Il sera donc nécessaire avant d'appliquer cette méthode à des régions montrant des peuplements de rongeurs différents de définir le catalogue exhaustif des différents types de digestion par taxon et par prédateur. On pourrait également améliorer la méthode en séparant les grades respectifs de digestion de l'émail et de la dentine.

Conclusion

Les résultats présentés ici s'ajoutent à la base de données commencée pour les rapaces nocturnes de la catégorie 1, qui comprend selon la classification établie par Andrews (1990) les assemblages les moins modifiés. Outre *T. alba*, on trouve dans cette catégorie d'autres rapaces nocturnes comme *Strix aluco, Asio otus, Asio flammeus, Bubo lacteus*. Ce travail confirme que la chouette effraie est une des espèces les plus appropriées pour une étude sur la diversité des micromammifères d'une région car elle digère plus faiblement des proies que dans le cas des autres espèces des catégories supérieures (et notamment les rapaces diurnes ou les petits mammifères carnivores). En ce qui concerne les mammifères, *T. alba* est considérée comme opportuniste et donc ses proies sont théoriquement représentatives de l'environnement local (Andrews 1990). Cependant, ce travail tend à nuancer l'appellation de consommateur opportuniste car il semble qu'il y ait une préférence dans les pelotes de Chott Boul pour le Murinae *M. huberti* qui est beaucoup moins abondant dans les pièges que dans les pelotes (Bruderer 1996) et pour *G. nanus* qui est de très petite taille. Ceci souligne un biais relatif dans la technique qui consiste à inventorier le contenu des pelotes à des fins écologiques. Il est indispensable de le faire pour retrouver les espèces rares ou qui ne rentrent pas dans les pièges, comme ici pour *J. jaculus* ou *Nannomys* sp., mais les proportions relatives des taxons conservés dans les pelotes ne sont pas à interpréter directement en raison de la conservation différentielle des espèces dans les pelotes et des variations saisonières du régime alimentaire de la chouette.

De plus, la présence de jeunes dans le site de nidification de Chott Boul montre une tendance nette à la sur fragmentation des éléments squelettiques ainsi qu'un pourcentage plus fort de dents et d'os digérés. Ceci confirme, sans avoir toutefois de valeur statistique, les résultats obtenus par Andrews sur des *T. alba* en Europe. Néanmoins, cela ne semble pas affecter la représentation des éléments squelettiques. Au niveau de la représentation faunique, il serait intéressant de voir si la présence de jeunes au nid modifie cette dernière par rapport à un site de "roosting" (perchoir ou gîte) et si cela n'induit pas une modification de la sélectivité des proies. D'autres données seront nécessaires pour compléter ces résultats.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Laurent Granjon (MNHN) et François Colas (CIRAD) du programme BLM pour avoir organisé la mission en Mauritanie et permis la récolte et la mise à disposition de ce matériel. Laurent Granjon ainsi que Jean-Denis Vigne (MNHN), Yolanda Fernandez-Jalvo (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid) et Danièle C. Kalthoff (Palaeontological Institut Bonn) doivent être remerciés pour leur lecture attentive du manuscrit et leurs suggestions. Les photos au microscope électronique à balayage sont l'oeuvre de Madame Christiane Chancogne-Weber (Laboratoire de Paléontologie du Muséum).

Résumé

L'inventaire taxonomique et taphonomique d'un matériel abondant et très bien préservé d'un site de nidification de *Tyto alba* en Mauritanie apporte des données supplémentaires pour la connaissance des assemblages de pelotes de régurgitation en Afrique occidentale en zone sahélienne. Les résultats de ce travail confirment les travaux précédents, la présence de jeunes au nid étant caractérisée par un pourcentage de fragmentation et de digestion plus élevés.

Références

Andrews, P. (1990): Owls, Caves and Fossils. — Natural History Museum Publications, London, 231 p.

Bruderer, C. (1996): Analyse taphonomique et systématique des proies contenues dans les pelotes de réjection d'une chouette effraie africaine (Mauritanie). — Mém. Maitrise Biol. Populations et des Ecosystèmes, Paris VI, non publié, 1—34.

Denys, C. (1985): Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 7 (4): 879—933.

Denys, C. (1986): Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est): Analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. — Palaeontographica, Abt. A, 194: 1—3, 69—98.

Dauphin, Y. & C. Denys (1994): Teneurs en Mg de la dentine et mode de croissance des dents, le cas des rongeurs et des Lagomorphes. — C. R. Acad. Sci. Paris, 318, II: 705—711.

Denys, C., Y. Fernandez-Jalvo & Y. Dauphin (1995): Experimental taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammals bones in the laboratory. — C. R. Acad. Sci. Paris, T-321, ser. IIa: 803—809.

Dodson, P. & D. Wexlar (1979): Taphonomic investigation of owl pellets. — Paleobiology 5: 275—284.

Fernandez-Jalvo, Y. & P. Andrews (1992): Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. — J. Archaeol. Sci. 19: 407—428.

Fernandez-Jalvo, Y., C. Denys, P. Andrews, Y. Dauphin & L. Humphrey (1998): Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). — J. Human Evol. 34: 137—172.

Korvenkontio, V. A. (1934): Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne: Histologisch-Phyletische Studie. — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn., Vanamo (Helsinki) 2: 1—274.

Raczynski, J. & A. L. Ruprecht (1974): The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. — Acta Ornithologica XIV, 2: 25—38.

Wilson, R. J., M. P. Wilson & C. H. Fry (1988): The Birds of Africa. Tytonidae, p. 105—110, vol. 3. — Academic Press, London.

Cécile Bruderer, Christiane Denys, Laboratoire de Zoologie, Mammifères & Oiseaux, M.N.H.N., 55, rue Buffon 75005 Paris — France. denys@mnhn.fr